Aus dem Anatomischen Institut der Universität Breslau
(Direktor: Prof. Dr. H. v. Eggeling).

Über die Anheftung der Muskeln am Skelett der Brust- und Bauchflossen bei Selachiern

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung
der Doktorwürde in der Medizin und Chirurgie

der hohen Medizinischen Fakultät

der

Schlesischen Friedrich-Wilhelm-Universität Breslau.

Vorgelegt von

Martin Schubert
approbierter Arzt

*

Breslau 1931

Druck von R. Wagner Sohn in Weimar.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543104_0141

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Breslau
(Direktor: Prof. Dr. H. v. Eggeling).

Über die Anheftung der Muskeln am Skelett der Brust- und Bauchflossen bei Selachiern

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung
der Doktorwürde in der Medizin und Chirurgie

der hohen Medizinischen Fakultät

der

Schlesischen Friedrich-Wilhelm-Universität Breslau.

Vorgelegt von

Martin Schubert
approbierter Arzt

*

Breslau 1931

Druck von R. Wagner Sohn in Weimar.

Gedruckt mit Genehmigung der hohen Medizinischen Fakultät der Schlesischen Friedrich-Wilhelm-Universität zu Breslau.

Berichterstatter: Prof. Dr. H. v. Eggeling

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Sonderabdruck aus dem Anatomischen Anzeiger Bd. 73, Heft 6/8, 1931.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

(Aus dem Anatomischen Institut der Universität Breslau [Direktor: Prof. Dr. H. v. Eggeling].)

Über die Anheftung der Muskeln am Skelett der Brust- und Bauchflossen bei Selachiern.

Von Martin Schubert.

Mit 9 Abbildungen im Text.

Der Ersatz des primären knorpeligen Skeletts durch ein sekundäres knöchernes kann nicht richtig verstanden werden ohne Kenntnis der am Skelett sich anheftenden Muskulatur und der Art der Befestigungsweise der aktiven Bewegungsorgane an den passiven. Aus diesen Erwägungen heraus riet mir Herr Professor v. Eggeling, als Ausgangspunkt für weitere Forschungen die Art der Verbindung zwischen Muskeln und knorpeligen Skeletteilen einer näheren Untersuchung zu unterziehen.

Bei der Frage, wie Muskeln am Skelettsystem ansetzen, lassen sich zwei Antworten finden. Die eine lautet „direkt am Knochen oder Knorpel", die andere „an der Knochen- bzw. Knorpelhaut". Auch eine Übergangsform zwischen diesen beiden Arten wäre denkbar. So spricht Testut in seinem Lehrbuch der menschlichen

Anatomie sehr treffend von einer mittelbaren und einer unmittelbaren Insertion (L'union médiate et l'union immédiate), und äußert sich dahin, daß beide Arten vorkommen. In der älteren Literatur lassen sich nicht derart prägnante Äußerungen finden. Neuerdings wird diese Frage von verschiedenen Seiten gestreift. Besonders erwähnenswert sind die Untersuchungen von Lubosch, zumal sie sich auch eingehend mit dem knorpeligen Skelett der Selachier beschäftigen. So konnte er einwandfrei zeigen, daß sich die Sehnenfasern bis in die Gegend der Kalkeinlagerungen hin verfolgen lassen, d. h. den gesamten Randteil des Skelettknorpels durchsetzen. Ein gleiches Verhalten wollen Dawson und Spark am Rippenknorpel der Ratten gesehen haben. Braus schreibt in seiner Anatomie des Menschen, daß „die Ansatzzone, in der die Sehnenfasern in den Knorpel übergehen, als parallelfaseriger Faserknorpel entwickelt ist". Dieselben Zustände findet Petersen und äußert über die faserknorpeligen Bandansätze, daß die Sehne oder das Band in den Knorpel einstrahle. Für den Knochen im eigentlichen Sinn findet er nur eine Anheftung am Periost. Im Handbuch der mikroskopischen Anatomie Bd. 2, Gewebe, schreibt er, daß die Sehnenfasern der Muskeln in die Septen des Perichondriums einstrahlen und am Knochen nicht anders angreifen als die herumgeschlungenen Taue um einen Mast. In Abb. 85 auf S. 605 seiner Abhandlung ist dies deutlich zu erkennen. Auch wird der Aufbau des Periostes aus Septen unverkennbar wiedergegeben. Ein weiterer Modus der Muskelanheftung am Knochen besteht in Zwischenschaltung einer faserknorpeligen Liste, in welche die Sehnen einstrahlen, ohne jedoch im Knochen selbst nachgewiesen werden zu können.

Nach den bisher vorliegenden Beobachtungen scheint also die indirekte Muskelanheftung für den Knochen die häufigere Art zu sein, für den Knorpel dagegen die direkte.

Meinen Befunden liegen Untersuchungen an den Brust- und Bauchflossen zahlreicher erwachsener Selachier zugrunde. Indem ich mich nur auf wenige Arten beschränkte, unterzog ich die einzelnen Exemplare einer um so eingehenderen Betrachtung. Die Flossen von Haptanchus, Scyllium canicula und catulus wurden in verschiedenen Ebenen in Serienschnitte zerlegt, deren durchschnittliche Dicke zwischen 15 und 60 μ schwankte. Die Präparate wurden durchweg in gefärbtem und ungefärbtem Zustand in ge-

wöhnlichem und polarisiertem Licht untersucht. Bei den Färbungen bevorzugte ich die Hämalaun-Eosin- und die Giesonfärbung.

Ein Versuch, aus der speziellen makro- und mikroskopischen Anatomie des Bewegungsapparates der Selachierflosse allgemeine Schlüsse zu ziehen, mußte bald aufgegeben, bzw. aufgeschoben werden. Wir wissen über die Funktion der Flossen nur das allergröbste, welches sich im wesentlichen auf die Tatsache beschränkt, daß diese zur Fortbewegung der Wasserbewohner dienen. Beuger und Strecker wird man vielleicht gelegentlich unterscheiden können, Sicherheit aber dürften erst genaue funktionelle Beobachtungen hierüber ergeben. So hätte auch ein Betrachten der Muskeln nach Gruppen im topographischen Sinne keinen Vorteil gebracht; bestenfalls wäre das Ergebnis ein Aufzählen und Aneinanderreihen von Befunden. Betr. der Funktion wäre hierbei unsere Erkenntnis nicht gewachsen. Ich verließ diesen Weg und entschloß mich, unter Zugrundelegung allgemeiner rein morphologischer Gesichtspunkte meine Untersuchungen auszuführen und die Ergebnisse von dem Standpunkt einer allgemeinen und nicht speziellen Anatomie zusammenzustellen.

Ich unterscheide Skeletteile mit nur wenigen, im einfachsten Falle zwei, antagonistisch wirkenden Muskel- bzw. Sehnenansätzen, im Gegensatz zu solchen mit mehreren Insertionen. Bei diesen lassen sich zwei Untergruppen unterscheiden; eine, wo viele Muskeln gleicher Stärke inserieren und eine, wo ein Muskel von besonderer Größe und Kraftentfaltung sich gegenüber den anderen kleineren weniger zugstarken abhebt. Dieser Einteilung liegt ein Ausspruch von Braus zugrunde, der sagt, „daß der Muskulatur häufig die primäre Stelle zukommt und dem Skelett die sekundäre, daß also letzteres den gestaltenden Wirkungen der ersteren folgt, läßt sich aus zahlreichen Einzelbeobachtungen über die feinere Struktur des Knochens schließen". Was nun für den Knochen gilt, kann auch für den Skelettknorpel Anwendung finden.

Die erste Gruppe und die erste Untergruppe der zweiten, also Skeletteile mit wenig Muskelanheftungen und solchen, wo ein Muskel von besonderer Größe sich gegenüber den anderen anheftenden abhebt, geben für das Studium der Sehnenansätze die brauchbarsten Resultate. Bei der letzten Untergruppe, also dort, wo viele gleichmäßig entwickelte Muskeln ihren Ursprung nehmen oder Ansatz finden, liegen die Verhältnisse teilweise so verwickelt, daß auch

eine annähernde Analyse nicht möglich ist. Diese Gruppe soll aus den Betrachtungen, soweit ich sie hier niederlege, ausschalten.

Ansatz und Ursprung eines Muskels sind konventionelle Begriffe, wenigstens bis zu einem gewissen Grade. An manchen Stellen läßt sich dieser Unterschied nicht machen. Bei meinen Beobachtungen ist es an und für sich gleichgültig, ob es sich in dem vorliegenden Fall um einen Muskelursprung oder -ansatz handelt. Ein Unterschied besteht nur in der Größe der zur Befestigung dienenden Fläche. Der Muskelursprung pflegt im allgemeinen sich auf eine größere Fläche auszudehnen als der Muskelansatz. Ich beginne mit meinen Schilderungen bei der Darlegung der Verhältnisse, wie ich sie bei ganz ausgesprochenen Sehnen fand. Diese Bilder sind das deutlichste und zeigen die Grundverhältnisse am besten, besonders dort, wo es sich um die erste Gruppe handelt.

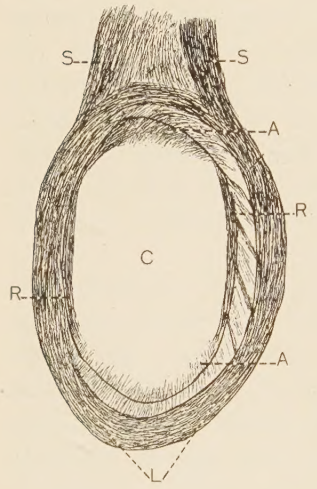

Abb. 1. Querschnitt durch eine Knorpelendphalanx. Bauchflosse. Diese wie alle anderen Figuren stammen von Scyllium. Gering schematisierte Zeichnung. *C.* Innenteile des Knorpels; *R.* Randteile des Knorpels; *S.* Sehne, die in das Perichondrium übergeht und sich mit ihm zu einer Perichondralsehne vereinigt; *L.* Sehnenlasche, die den Knorpelstab wie einen Korsettstab umgibt; *A.* Ankerfasern.

Abb. 1 stellt einen Längsschnitt durch ein kleines Endglied eines Strahles einer Scylliumflosse dar. Um einen länglich geformten Knorpel liegt ein auffallend breites und stark entwickeltes Perichondrium, an welches bei S eine breite und locker gebaute Sehne ansetzt. Auf den ersten Blick hat man den Eindruck, daß dieses Perichondrium keineswegs eine echte Knorpelhaut sei, sondern es scheint, daß sich um den Knorpel eine Sehnenlasche oder ein Gürtel herumlegt. Beide Gewebe, Sehne und Perichondrium, sind hier zu einer Einheit verschmolzen. Im Aufbau überwiegt der der Sehne bei weitem. Von der Sehneneinstrahlungsstelle gehen die einzelnen Faserbüschel nach beiden Seiten um den Knorpelstab herum und umfassen ihn gleichmäßig. Diese sind in der überwiegenden Mehrzahl in der Ringform angeordnet. Neben diesen konzentrischen Fasern lassen sich noch weitere Systeme erkennen.

Ein solches wird einmal durch Schrägfasern dargestellt, die gegen die Ringfasern um 45 Grad gekreuzt sind. Ein anderes, das bei der Betrachtung der Sehnenverankerung weit mehr interessiert, ist radiär in dem Perichondralring angeordnet. Mittels dieser Fasern ist dessen Verankerung an dem Knorpelkern gegeben. Besonders an den distalen und den proximalen Enden, d. h. an den sich gegenüberstehenden Teilen der Knorpelglieder, sind sie deutlich ausgeprägt und als in den Knorpel einstrahlende Gebilde zu erkennen (Abb. 1A). Sie heben sich gegen die Knorpelgrundsubstanz in den Randteilen gut ab und verlieren sich nach dem Innern zu, wo ihr Nachweis auch nicht mehr im polarisierten Licht möglich ist.

Einflechten möchte ich an dieser Stelle, daß man im polarisierten Licht gelegentlich noch Fasern erkennen kann, wenn man gewissermaßen an ihnen vorbeisieht, so daß sie nicht in der Macula abgebildet werden, sondern in den Randpartien der Netzhaut. Petersen wies auf dem Anatomenkongreß 1931 in Breslau ebenfalls auf diesen kleinen Kunstgriff hin.

Zum Bau des Knorpels der Endphalangen will ich folgendes bemerken. Ihre Form ist länglich-oval. Kalkplatten fehlen meist. An den distalen und proximalen Enden sind intrakartilaginär verlaufende Fasern meist sehr selten anzutreffen. An den Seiten dagegen, wo in den Randteilen der Knorpel vorwiegend parallel zur Hauptfaserung der Perichondralsehne entwickelt ist, lassen sich fibrilläre Strukturen erkennen. Die Verankerung des Perichondriums ist nur gering, wie oben beschrieben. Die Kraftübertragung geschieht in erster Linie durch die Laschenwirkung der Sehne. Man kann den umschlossenen Knorpel mit einem Korsettstab vergleichen, der nur den umgebenden Geweben eine gewisse Festigkeit gewährleistet (Petersen).

Dieses eigenartige Verhalten wird verständlich, wenn man die Sehne proximalwärts weiter verfolgt. Zum Verständnis der Funktion, der Bewegung, die hier anscheinend nur durch eine einzige Sehne bewerkstelligt wird, muß auf die weitere Reihe der Phalangen zurückgegriffen werden. Bei diesen ist eine solche Laschenwirkung nicht mehr vorhanden, wenigstens nicht in diesem ausgesprochenen Maße. Die Muskulatur befindet sich nicht in der nächsten Nachbarschaft, sie liegt weiter proximal, wo die Knorpel als stärkere und größere Skeletteile entwickelt sind. Der Sehnenzug durchläuft eine lange Strecke bis zur Endphalanx und findet auf diesem Wege in

regelmäßigen Abständen an den dazwischengeschalteten Knorpeln, wie auch an den Hornfäden, Befestigung. Er ist auf beiden Seiten gleich stark entwickelt, d. h. es sind zwei antagonistisch wirkende Sehnen. An der Endphalanx treffen sich diese und umgeben so durch ihre Vereinigung das knorpelige Skelettstück mit einer Lasche. Die proximalen Phalangen (Abb. 2) sind in ein lockeres Bindegewebe eingebettet und imponieren als Knorpel, die zu beiden Seiten einen derben, sehnigen Faserstrang erkennen lassen. Sie sind in den Grundzügen genau wie die Endphalanx gebaut. Der Hauptunterschied liegt lediglich in dem regelmäßigeren Vorhandensein der Kalkplatten, die seitlich angeordnet sind. Sie treten häufig nur auf einer Seite auf und weisen in ihrer Reihe gelegentlich auch Lücken auf. Ein besonderes und bestimmtes Verhalten zeigen sie zu den einstrahlenden Fasersystemen. Der Randteil des Phalangenknorpels ist eng mit dem Perichondrium verlötet und weist seinen typischen, längsfaserigen Bau auf. Von hier lassen sich Fasersysteme in das Innere des Knorpels hinein verfolgen, die distal und proximal zu beiden Seiten über die Enden der Kalkplattenreihe einstrahlen, wie dies schematisch in Abb. 2 zu erkennen ist. Bei *a* ist eine solche Stelle gekennzeichnet und Abb. 3 gibt sie als Mikrophotogramm wieder. Hier erkennt man deutlich, wie die Fasern an den Enden der Kalkplattenreihe umbiegen und sich im Innern entfalten. An der seitlichen Peripherie sind sie dort ebenfalls deutlich, wo die Kalkplatten fehlen. Hier läßt sich auch der Zusammenhang mit dem Perichondrium deutlich nachweisen, mit dem sie jedoch nicht als identisch anzusprechen sind. Es ist ein Fasersystem für sich, das die Randteile des Knorpels und das Perichondrium mit den inneren Knorpelbestandteilen verankert. In manchen Knorpeln ist diese Faserung derart dicht und deutlich, daß man die eigentliche Knorpel-

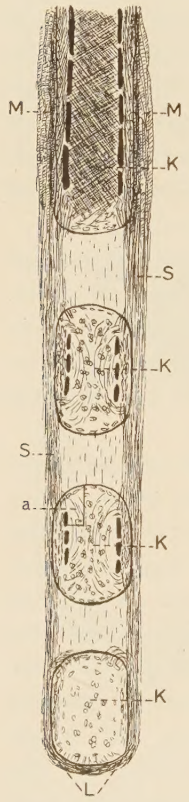

Abb. 2. Schematische Zeichnung eines Knorpelstrahls. *K.* Knorpelphalangen; *M.* Muskulatur; *S.* Sehne; *L.* Sehnenlasche; *a.* abgegrenzter Teil, wie er in Abb. 3 als Mikrophotogramm wiedergegeben ist. Die Sehne (*S.*) findet auch an den seitlichen Hornfäden noch ihre Verankerung, was hier nicht gezeichnet ist.

struktur kaum noch auffindet. Sie ist nur in den innersten Teilen klar. Man hat den Eindruck, einen besonders gebauten Faserknorpel vor sich zu haben.

Es sind zwei Gebilde, die hier miteinander verwebt sind: 1. ein in sich geschlossen aufgebauter Knorpel und 2. ein ebenfalls selbständig denkbares Bindegewebssystem. Der eigentliche Aufbau des Knorpels zeigt keine Besonderheiten. Das Bindegewebe läßt einen ganz bestimmten Faserverlauf erkennen, wie er in der schema-

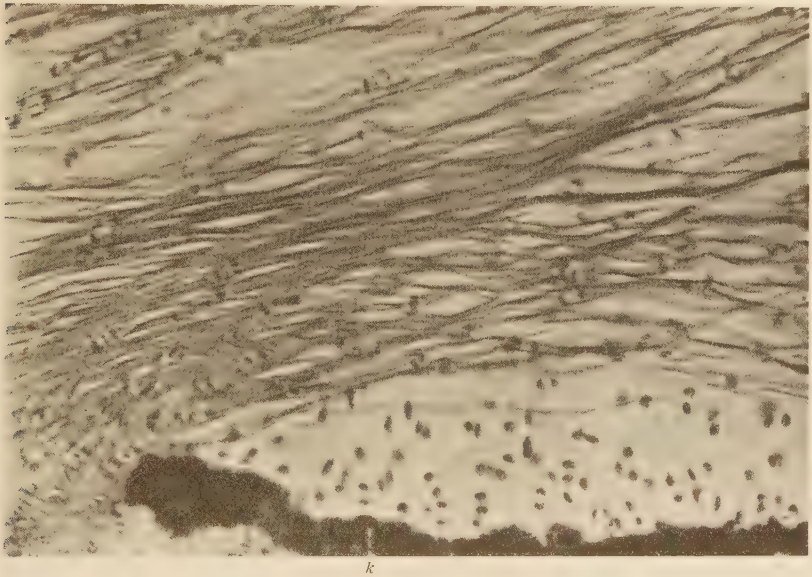

Abb. 3. Teil einer Knorpelphalange, wie in Abb. 2 bei a angezeichnet. *K*. Kalkplatten. Man erkennt deutlich die intracartilaginär gelegenen Fasern zweiter Ordnung.

tischen Zeichnung Abb. 2 deutlich zu erkennen ist. Diese Bindegewebszüge sind jedoch nur intrakartilaginär anzutreffen und stellen in keiner Weise eine Verbindung der einzelnen Knorpel untereinander dar. Hierzu dienen besondere Faserzüge, die weiter unten beschrieben werden sollen. Im Bau dieser einzelnen Knorpelphalangen lassen sich zwei strukturelle Einheiten erkennen, nämlich ein in sich abgeschlossenes Fasersystem, das seinen ihm eigenen Aufbau aufweist und das innerhalb der eigentlichen mehr oder weniger deutlichen bzw. maskierten Knorpelfaserung eine solche zweiter Ordnung darstellt, im Gegensatz zur Faserung erster Ordnung, wie ich die

den Knorpel aufbauenden mehr oder weniger deutlich sichtbaren und nachweisbaren Fasern nennen will.

Die Kraftübertragung unter den einzelnen Gliedern, die gewissermaßen als Sesamknorpel in einer langen Sehne angeordnet sind, ist an die seitlichen bandartigen Faserzüge gebunden (Abb. 2 *S*). Die Verankerung derselben liegt an den Seiten und ist durch das dazwischengeschaltete Perichondrium gegeben, mit dem die Sehne verflochten ist. An den distalen und proximalen Enden ist ein Einstrahlen von Fasern in den Knorpel gar nicht oder nur sehr selten sichtbar zu machen.

An vielen Stellen liegen die einzelnen Knorpelglieder so eng aneinander, daß der Verband unter ihnen als bewegliche Junktur erscheint. Dieser Verband ist als Syndesmose aufzufassen. Dadurch, daß die seitlichen Faserzüge zwischen den einzelnen Gliedern besonders dicht sind, hat man den Eindruck, daß eine Art Gelenkkapsel gebildet sei. Ein Gelenkspalt ist nirgends vorhanden, sondern lockere Bindegewebszüge füllen den Raum zwischen den seitlichen dichten Fasern aus. Sie machen nicht den Eindruck, als ob sie starken mechanischen Beanspruchungen unterlegen wären. Ich glaube, daß ihnen nur nutritive Funktion zukommt. Vielleicht kann man für sie den Begriff eines interkartilaginären Perichondriums wählen. Sehen wir aber diese Junkturen als ein primitives Gelenk an, wo der Gelenkspalt locker bindegewebig ausgefüllt ist, so ließe sich vielleicht auch die Bezeichnung einer intraartikulären Synovialis oder Primitivsynovialis verteidigen. Dabei will ich betonen, daß unter Synovialis nicht nur die Gelenkinnenhaut schlechthin im morphologischen Sinne wie bei den höheren Formen zu verstehen ist, sondern, funktionell betrachtet, ein Organ, welches die Synovia als Produkt liefert, die ihrerseits als Ernährungssubstrat für den Gelenkknorpel in Betracht kommt.

Betrachten wir den Ansatz der zwischen den einzelnen Knorpelphalangen ausgebildeten seitlichen Faserzüge genauer, so bietet sich folgendes Bild (siehe Abb. 4): Inmitten eines lockeren Bindegewebes, welches nach außen in die Umgebungsschichten des Perichondriums übergeht, das innen von dem interkartilaginären Perichondrium (*c*) begrenzt wird, liegt die Kapsel bzw. der Bandapparat (*a*). Ein Teil seiner Fasern steht deutlich in direktem Zusammenhang mit dem seitlichen echten Perichondrium und den Randteilen des Knorpels. Diese Fasern, sowie der beiderseitige

Kalkbelag (soweit vorhanden) und die dazwischen ausgespannten, den Randteil des Knorpels durchsetzenden Fibrillen sind als große zugfeste Einheit anzusehen (Lubosch). Meine Befunde decken sich hier mit denen Luboschs, auf welchen ich an dieser Stelle verweise. Auch ein zweites Ankersystem, das von den Kapselzügen abzweigt, steht mit der Knorpelhaut in keinem direkten Zusammenhang. In der Verlängerung der Sehne strahlen kurze Büschel von Fasern in den Knorpel ein (*d*), der an diesen Stellen, den Polen oder Enden — von Epiphysen kann man hier nicht reden — einen Unterschied zwischen Rand und Innenteilen nicht scharf erkennen läßt. Ein solcher ist vor allem an den Seiten ausgeprägt. Der Knorpel zeigt eine Zirkulärschichtung, die Sehne zerfällt in einzelne Fibrillen und verliert sich gegen das Innere hin, d. h. die Fasern finden entweder dort ihr Ende oder sie verlaufen stark maskiert weiter, so daß ihr Nachweis nicht mehr möglich ist. Auch in polarisiertem Licht kann man nichts erkennen, was für ein Tiefereinstrahlen der Fasern sprechen würde (Abb. 4 *d*).

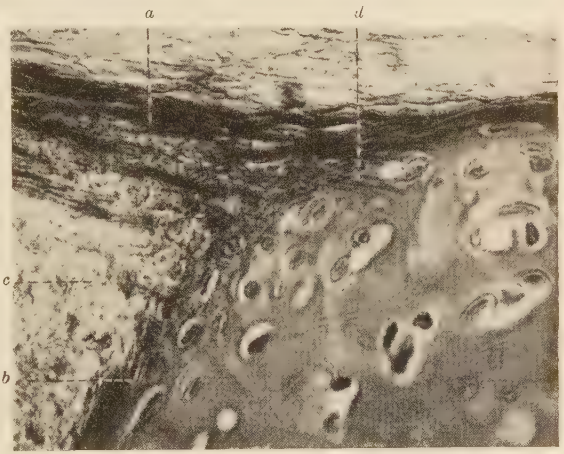

Abb. 4. Ansatz des syndesmotischen Bandapparates. *a*. Sehne bzw. Kapsel; *b*. Randteile des Knorpels, die in das intercartilaginäre Perichondrium übergehen. *c*. Perichondrium intercartilaginalis bzw. Primitivsynovialis; *d*. einstrahlende Sehnenankerfasern.

Stellenweise konnte ich auch an den distalen Enden der Phalangen eine besondere Art der Sehnenverankerung sehen. Von dem mit der Sehne verschmolzenen Perichondrium ziehen einzelne Faserbögen nach dem Inneren (Abb. 5 *a*), die sich dort um die Knorpelzellen herumlegen. Weit in das Innere hinein lassen sich diese Bildungen nicht verfolgen.

Auf diese Schilderung der Sehnenanheftung am knorpeligen Skelettsystem lasse ich noch zwei Beschreibungen von Anheftungen folgen, die große und starke Sehnen betrafen. Abb. 6 stellt den

Ansatz einer mittelstarken Sehne dar, die am Ende eines Knorpelstabes ansetzt. Dieser weist in seinem Aufbau eine konzentrische Schichtung der Chondrone in den Randteilen auf, die sich nach dem Innern hin verliert. Die Peripherie des Knorpels erscheint wie aufgeblättert. Diese Blätterung geht in die Faserung der Sehne über (Abb. 6 *b*). Der Vorgang der Verknorpelung (Benninghoff) bzw. das Maskieren der Fasern (Hansen) wird hier besonders deutlich. Die Sehne (Abb. 6 *a*) wird gewissermaßen zu Knorpel.

Abb. 5. Verankerung der Sehnen durch kurze bogenförmig einstrahlende Fasern, wie sie bei *a* zu erkennen sind. *b*. Sehne; *c*. Knorpelrandteile; *d*. Intercartilaginäres Perichondrium.

Abb. 7 stellt das demonstrativste dar, was ich von Insertionen bei Selachiern überhaupt zu Gesicht bekommen habe. Eine starke Sehne setzt mit einzelnen Büscheln, wie ein solches bei *a* zu erkennen ist, an dem Perichondrium *b* an. Ihre Fasern verlieren sich vollständig in der Knorpelhaut und geben dieser, da sie an Menge und Stärke überwiegen, das strukturelle Bild eines Sehnenperichondriums, wie ich es in anderer Weise bereits bei Abb. 1 darstellte (Abb. 7*c*). Der Übergang nach dem Knorpel, der hier aus

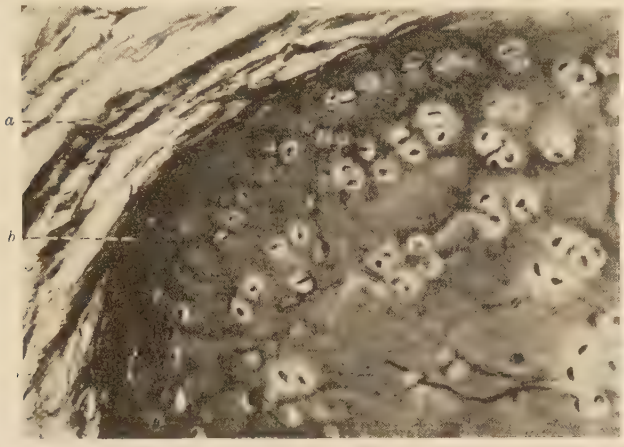

Abb. 6. Verankerung einer mittelstarken Sehne. *a*. Sehnenfasern, die sich mit dem Perichondrium verflechten und bei *b* in den Knorpel übergehen, welcher an dieser Stelle wie aufgeblättert erscheint. Die Sehne „verknorpelt".

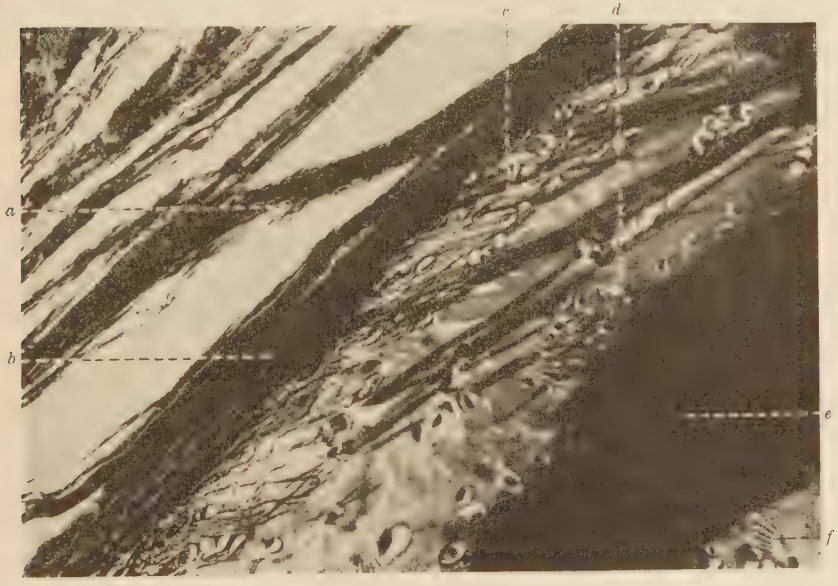

Abb. 7. Anheftung einer starken Sehne. *a*. Sehnenfasern; *b*. Perichondrium, das von den Sehnenfasern stark durchsetzt ist und ein ausgesprochenes Sehnenperichondrium bildet; *c*. äußerste Randteile des Knorpels mit wenig Hyalinisierung; *d*. Tiefer folgende Randteile des Knorpels, die mehr hyalinisiert sind und wo die einstrahlenden Fasern deutlichst hervortreten; *e*. Kalkplatten; *f*. Innenteile des Knorpels.

Randteilen, Kalkzone und Innenteilen mit allen Zeichen der jeweiligen Spezifität aufgebaut ist, läßt Fasern zweier Ordnungen unterscheiden. An der Perichondral-Knorpelgrenze ist wenig Hyalinisierung vorhanden, so daß die Eigenfaserstruktur des Knorpels deutlich hervortritt. Die Eigenfasern, die Grundfaserung, die ich Fasern erster Ordnung nenne, ist durchzogen von den einstrahlenden Sehnenfasern, die sich deutlich herausheben und als solche zweiter Ordnung aufzufassen sind. Sie ziehen zentralwärts, wo die Verknorpelung der Randteile deutlicher wird, ohne daß sie selbst in den Vorgang der Maskierung hineinbezogen werden. Hier fallen sie noch stärker auf. An den Kalkplatten verlieren sie sich und sind in den Innenteilen nicht mehr nachzuweisen.

Ähnlich den „Sehnen" sind die Muskeln am Knorpel befestigt. Aus der Fülle der verschiedenen Formen lassen sich ganz bestimmte Gesichtspunkte herausheben, so daß die Verhältnisse auf eine einfache Basis zurückgeführt werden können. Zur Darstellung dieser Muskelbefestigungen wähle ich einige besonders deutliche Bilder. Ich unterscheide Muskeln, die senkrecht von ihrer Unterlage ausgehen und solche, die einen schräg gerichteten, also longitudinalen Ursprung nehmen. Dazwischen finden sich die mannigfaltigsten Übergänge. Die senkrecht oder nahezu senkrecht befestigten Muskeln sind viel seltener als die Schrägformen, die überwiegen.

Bei den erstgenannten habe ich nie mit Sicherheit den Nachweis erbringen können, daß sich die Sehnen durch deutlich einstrahlende Fasern verankern. An dem Perichondrium, das an diesen Stellen nur wenig entwickelt ist, setzt, wie von einer scharfen Trennungslinie abgegrenzt, der Muskel an. Keinerlei Verbindungsfasern lassen sich nachweisen. Der Knorpel weist seinen normalen Bau auf, imponiert nur, und das ist wichtig, durch seine starke Hyalinisierung. Aus Analogie zu den sonstigen Befunden glaube ich schließen zu können, daß der Knorpel die einstrahlenden Fasern in sich aufnimmt und derart maskiert bzw. sich selbst zum Teil aus diesen aufbaut, daß eine Analyse sehr schwierig ist und mir nicht gelang. Ich möchte sagen, daß die Sehne verknorpelt ist, wie ich es bereits oben bei Abb. 6 unter anderen Bedingungen und mit anderen Erscheinungsformen beschrieben habe. Eine Laschenwirkung glaube ich hier nicht annehmen zu können.

Die meisten Muskeln sind schräg mit dem Skelett verbunden. Hier verweise ich noch besonders auf die Untersuchungsergebnisse

von Lubosch, Dawson und Spark, die gute Darstellungen solcher Anheftungen geben. Abb. 8 zeigt zu beiden Seiten eines Knorpelstabes den Ursprung je eines Muskels *a*, dessen Ansatz distal an der oben beschriebenen Knorpelreihe Abb. 2 liegt. Der Knorpelstab ist seitlich vom Perichondrium *b* umgeben, welches im polarisierten Licht schwer von den Randteilen des Knorpels selbst abzugrenzen ist. Der Faserverlauf ist längsgerichtet. In dies System ragen die Sehnenfasern schräg hinein, verflechten und setzen sich in die Eigenfaserung des Knorpels fort. An das Perichondrium grenzt, wie gesagt, schwer abzutrennen, der Randteil des Knorpels, der mit

Abb. 8. Zwei zu beiden Seiten eines Knorpelstabes ansetzende antagonistisch wirkende Muskeln. Aufnahme in polarisiertem Licht bei rechtwinklig gekreuzten Prismen. *a*. Muskulatur; *b*. Randteile des Knorpels; *c*. Kalkplatten; *d*. Innenteile des Knorpels.

dem Perichondrium gleichen Aufbau zeigt. Die Grenze gegen die Kalkschicht *c* und diese selbst zeigen keinen besonders abweichenden Befund. Nach der Mitte zu folgen die Innenteile des Knorpels, welche eine auffallende Betonung der schrägen Systeme erkennen lassen. Der Übergang der Randschicht gegen die Innenschicht ist wegen der eingelagerten Kalkplatten nicht deutlich zu erkennen. Die von der Muskulatur abgehenden Sehnenfasern sind in der

Knorpelhaut und in den Randteilen verankert. Stellenweise fand ich Fasern, die gegen die gradlinig einstrahlenden in rechtem oder spitzem Winkel abknickten. Die rechtwinkeligen möchte ich entweder als Ankerfasern oder Fasern in der Verlängerung besonderer Beanspruchung auffassen, während die spitzwinkeligen entweder Ankerfasern sind oder etwas darstellen, was als ungeklärt weiterer

Abb. 9 a.

Abb. 9. Ein an einer Crista ansetzender gefiederter Muskel. *a*. Crista; *b*. Muskulatur; *c*. Perichondrium; *d*. Randteile des Knorpels; *e*. Innenteile; *f*. Kalkplatten. Aufnahme in polarisiertem Licht. Bei *a* sind die Prismen rechtwinklig gekreuzt. Es erscheint der Innenteil des Knorpels dunkel und nahezu strukturlos. Bei *b* ist der Analysator um 10 Grad gegen *a* verschoben. Die Faserstrukturen in der Crista kommen besser zu Gesicht. Die Pfeile geben die Zugrichtung des seitlich ansetzenden Perichondriums bzw. der Sehnenfasern an, wie sie auf den Knorpel übertragen dessen Architektur beeinflussen.

Untersuchung bedarf. Perichondrium, Randteil des Knorpels und seine Kalkplatten imponieren hier sehr deutlich als eine einzige zugfeste Einheit, die in dem Schrägsystem der Innenteile verankert

ist. Die anderen sonst noch im Innern zu beobachtenden Faserzüge lasse ich außer acht, da sie für unsere Betrachtungen nicht verwertet werden können. Gleich einem Zylinder ist der periphere Anteil dieser Skeletteile um den zentralen Teil herumgelegt, dessen Fasern die an jenen angreifenden Kräfte abfangen.

Als letztes Beispiel gebe ich den Ansatz eines gefiederten Muskels an einer Crista wieder (Abb. 9). Zu beiden Seiten des sehnigen

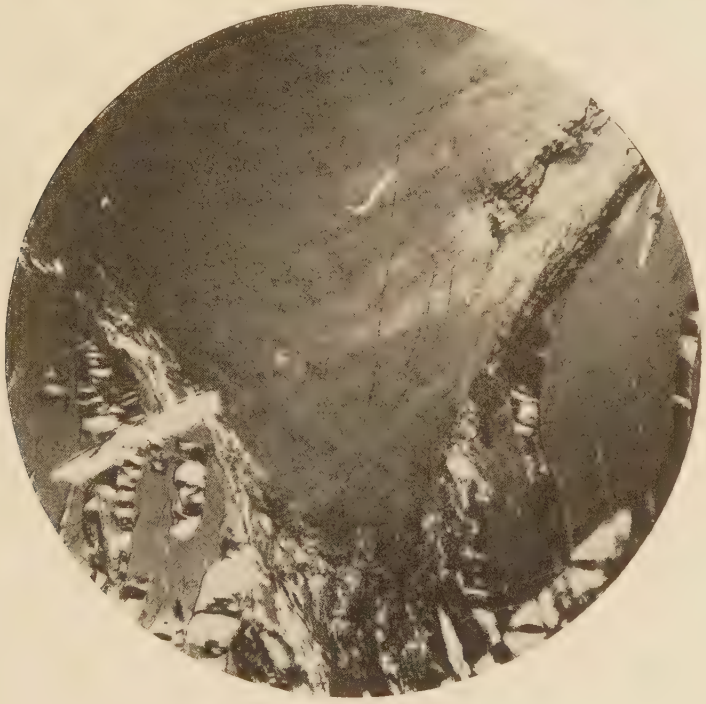

Abb. 9b.

Septums *s*, welches auf der Höhe der Crista *a* endet, liegen die Muskelfasern, deren sehnige Ausläufer in das Perichondrium ausstrahlen. Die Verankerung zeigt nichts, was nicht auch an anderen Stellen bei nicht gefiederten Muskeln zu finden wäre. Die Sehnenfibrillen lassen sich in die Knorpelhaut *c* hinein verfolgen und gehen in die Randteile *d* über. Die Verflechtung ist ähnlich dem Sehnenansatz in Abb. 6. Es bildet sich aus Chondromucoid und einstrahlenden Fasern ein für sich geschlossenes Gebilde, die Randteile des Knorpels *d*, welche gegen die Innenteile *e* durch die Kalkplatte *f*

abgetrennt ist. Letztere lassen in der Nähe der Crista eine ähnliche Faserung erkennen wie die Randteile, so daß man glaubt, hier gehen beide Arten ohne Abgrenzung allmählich ineinander über. Dies Verhalten muß durch die Besonderheiten des Muskelansatzes erklärt werden, da in einiger Entfernung von der Crista die Rand- und Innenteile wieder deutlich voneinander getrennt zu unterscheiden sind. Die Rand- und Zentralfasern lassen sich in rückläufiger Verlängerung, durch einen Pfeil in der Abbildung wiedergegeben, verfolgen und bilden in der Crista einen Spitzbogen. Eine Faserverankerung des Septums, d. h. einen Übergang seiner Fasern in den Knorpel habe ich nicht nachweisen können. Sie jedoch abzustreiten, scheint mir abwegig zu sein. Vielmehr glaube ich, daß wir es an der Ansatzstelle mit einer Umbauzone zu tun haben, wo die Fasern neuen Beanspruchungen entsprechend „umgelagert" werden. Die Hauptverankerungsstellen mit sichtbar einstrahlenden Fasern sind die Seiten neben der Crista, welche diese gewissermaßen durch seitlichen Druck zwischen sich emporquetschen.

Zwei Hauptarten der Insertion lassen sich unterscheiden. In einem Falle strahlen die Sehnenfasern, gleichgültig, ob es sich um einen Muskelansatz oder Ursprung handelt, als streng abzugrenzende Gebilde in das Innere des Knorpels ein, ein andermal treten sie im Innern des Knorpels überhaupt nicht in Erscheinung. Dazwischen gibt es Übergangsformen.

Ein Muskel kann einmal senkrecht zur Oberfläche des Skelettteils seine Kraft an jenem einwirken lassen, ein andermal nahezu parallel zu derselben. Wir legen zugrunde, daß der Knorpel in seiner Urform, die gedacht ist, ein in sich geschlossenes Gebilde von ganz bestimmter Struktur darstellt, das sich aus miteinander verketteten Fibrillen aufbaut, die gegenseitig verflochten und als ein nach bestimmten Richtlinien symmetrisch gebauter Gewebsfilz aufzufassen sind. In einem Filz, wie auch hier im Knorpel, haben wir Faserzüge, die nach allen Richtungen hin verlaufen. Soll hier ein zweites Gewebe, in unserem Falle die Sehne, verankert sein, so wird sich die Art der Befestigung einmal nach der Beanspruchung und zweitens nach der Reibung, welche die Sehne im Knorpel findet, richten. Die Verankerung ist um so fester, je größer letztere ist.

Die Funktion der Skelettelemente bei Selachiern erschöpft sich im wesentlichen in der Fortleitung von Muskelzug. Die Stützfunktion, wie sie den terestrisch lebenden Tieren ganz ausgesprochen

zukommt, spielt hier in dem Verhältnis zu der anderen Funktion nur eine untergeordnete Rolle. Nehmen wir als Grundlage einen theoretisch gedachten Selachier an, der zwar Muskeln, aber noch kein Skelettsystem besitzt. Die Muskelzüge bzw. Sehnen strahlen an den Stellen eines gedachten Skeletteils zusammen. Hier bilden die Fasern ein Geflecht, in welchem die einwirkenden Kräfte zur Entfaltung kommen. Da Zug und Gegenzug im allgemeinen in einem bestimmten Verhältnis zu einander abgestimmt sind, ergibt sich daraus ein innerhalb bestimmter Grenzen symmetrischer Aufbau. Verknorpelt die Stelle der Faservereinigung bzw. werden die Fibrillen dabei maskiert, so ergibt sich daraus ein die Kraft übertragender Skeletteil, der einen kaum zu analysierenden Aufbau zeigen kann.

Wenn in jedem Falle diese theoretische Betrachtung zuträfe, wäre der Aufbau des Skeletts immerhin noch einfach. Die Darlegung der Muskelanheftungen ergibt aber, daß dies nicht der Fall ist. Durch den Vorgang der Verknorpelung tritt ein ganz anderes, sich statisch verhaltendes Material in Erscheinung. Eine Sehne kann man nur auf Zug beanspruchen, einen Knorpel oder Knochen auch auf Druck. Soweit die Fibrillenanordnung im Knorpel mit der einstrahlenden Sehne zusammenfällt, bzw. diese sich am Ansatz der Sehne mit aus ihren Fasern aufbaut und keine andere Funktion eine Änderung in der Verankerung nötig macht, kommt es zu Bildern, wo keine eigentlichen Sehnenfasern im Knorpelinnern zu erkennen sind. Die Sehnenfasern bilden eins der Knorpelfasersysteme. Der Gegensatz hierzu wäre, wenn beim Vorgang der Verknorpelung ein völliger Umbau der Fibrillenanordnung stattfände. Eine Faser, die bisher nur auf Zug beansprucht war, kann nicht ohne weiteres druckbelastet werden. Ein dünner Eisenstab verbiegt sich auf Druck, hält dagegen starken Zug aus. Ein Betonklotz ist äußerst druckfest, kann aber nicht auf Zug beansprucht werden. Kombiniert man diese beiden Systeme miteinander und schafft den Eisenbeton, so erreicht man statisch mehr als die Summe von Eisen und Beton im einzelnen, denn die Eisenstangen halten, von Mörtel umgeben, nun auch Druck aus. Fibrillen lassen sich im Bindegewebe nicht auf Druck beanspruchen, wohl aber ist dies im Knorpel oder Knochen der Fall.

Diejenigen Sehnenfasern, die, nachdem der Knorpel schon gebildet ist, sich anheften, strahlen entweder als besondere Fasern,

solche zweiter Ordnung, ein, oder können auch sekundär in das System der Knorpelfaserung einbezogen werden und als Fasern erster Ordnung auftreten. Fasern zweiter Ordnung können dort auftreten, wo besonders starke Beanspruchung ein neues Ankersystem fordert und die Knorpelfibrillen erster Ordnung diese Funktion nicht mit übernehmen. Die Anordnung der Fibrillen im Knorpel wird sich nach der Beanspruchung richten. Wichtig ist, daß die Sehnen nicht „ausreißen". Die Praxis lehrt, daß dies auch nicht der Fall ist. Höchstens reißen sie ein Stück Skelett mit ab. Diese Tatsache ist durch mannigfache Beobachtungen am Knochen belegt, für den Knorpel stehen meines Wissens derartige Beobachtungen noch aus. Experimentelle Untersuchungen in dieser Hinsicht würden manches im Aufbau des Knorpelskeletts noch klären.

Unter Abb. 8 deutete ich auf die Fasern der Innenteile des Knorpels hin. Ich sprach davon, daß sie den Außenzylinder, der aus den Randteilen, den Kalkplatten und der Knorpelhaut besteht, stützen. Ob dieser gestützt oder aufgehängt ist, das mag dahingestellt bleiben, da man den Fasern nicht ansehen kann, ob sie auf Druck oder Zug beansprucht werden. Bemerkenswert erscheint mir aber folgendes: Durch die Schwimmbewegung werden die Flossen nach den Seiten abwechselnd bewegt. Dabei wird durch Muskelzug der Knorpelstab auf Biegung beansprucht, ähnlich einem Gittermast im Wind oder durch Belastung der Armierungen. An einen solchen Gittermastaufbau erinnert mich dieser Knorpelstab. Weiter folgere ich, daß die Sehnenverankerung und Kraftübertragung bzw. Kraftangriff zwar von einander abhängig sind, daß aber die Kraftlinien nicht mit den Sehnenfasern im Innern des Knorpels unbedingt parallel zu verlaufen brauchen. Diese sind lediglich optimal fixiert und verankert, wo bei der Form der Verankerung die sekundären Faktoren, wie Eigenaufbau des Knorpels und Reibung in demselben, berücksichtigt werden müssen. Die gelegentlich senkrecht oder in stumpfem Winkel zu der einstrahlenden Sehne abgehenden Fasern sind vielleicht auch so zu erklären, neben der ev. Annahme einer Beanspruchung in besonderer Richtung, was ev. durch Untersuchung an frischem Material zu belegen wäre.

Unter Abb. 9 beschrieb ich eine Muskelanheftung an einer Crista. Die Tatsache, daß sich an derselben keine einstrahlenden Fasern nachweisen lassen, spricht noch keineswegs dagegen, daß dies nicht der Fall wäre. An der Übergangsstelle des Septums in

den Knorpel ist das Bindegewebe so verfilzt, daß es auch im polarisierten Lichte nicht möglich war, mehr als ein in Richtung des Muskelzuges verlaufendes Fasersystem zu finden. Bleibt bei einer starken Verknorpelung dieser Knäuel erhalten, so ist die Tatsache des Nichtauffindens intrakartilaginärer Fibrillen erklärlich. Die Knorpelfasern lassen sich nicht entwirren. Oder aber, und das ist nicht ohne Bedeutung, die Crista wird von den Innenteilen des Knorpels, die den Ring der Randteile durchbrochen haben, gebildet. Die Innenteile weisen aber an vielen Stellen des Selachierskeletts keine Strukturen fibrillöser Natur auf, obwohl sie sich im Laufe des Wachstums aus den Randteilen entwickeln. Es muß hier also ein Umbau stattfinden, der zu einer restlosen Maskierung der Fibrillen führt.

Durch diese theoretischen Betrachtungen will ich keineswegs gesagt haben, daß die Vorgänge sich tatsächlich so abgespielt haben. Ich wollte nur den Versuch einer Deutung meiner Beobachtungen geben.

Wenn ich meine Befunde zusammenfasse, so ergibt sich folgendes:

1. Die Anheftung der Muskulatur am Selachierknorpel ist überwiegend unmittelbar.

2. In den Fällen, wo die Sehne mittelbar am Skelett, d. h. am Perichondrium ansetzt, ist jenes nicht als reine Knorpelhaut, also als rein nutritives Gewebe ausgebildet, sondern es entsteht eine Perichondralsehne, die ihrerseits Halt am Knorpel findet.

3. Die Sehnen sind vorwiegend am Rand verankert, in seltenen besonderen Fällen scheint aber auch eine Anheftung an den Innenteilen des Knorpels vorzukommen.

4. Die einstrahlenden Fasern der Sehnen sind entweder als besondere Gebilde, sog. Fasern zweiter Ordnung, unter den mehr oder weniger maskierten Knorpelfibrillen zu erkennen, oder werden in das System des Knorpelaufbaus und seiner Fibrillen, den sog. Fasern erster Ordnung, als solche mit hineinbezogen.

5. Eine seltene Form der Sehnenanheftung ist die „Sehnenlasche", die den Knorpel wie einen Korsettstab umschließt.

Die hier wiedergegebenen Befunde stellen nur einen Teil der vielseitigen Variationen der Muskelanheftung dar. An den Stellen, wo mehrere Muskeln ihren Ursprung oder Ansatz finden, ist es häufig nicht möglich, die Art der Verankerung ausfindig zu machen.

Davon bin ich aber überzeugt, daß dies innerhalb der von mir geschilderten Formen geschieht. Vielleicht bringen uns Untersuchungen an embryonalem Material weiter.

Von den Muskelanheftungen am Knorpel auf die am Knochen Schlüsse zu ziehen, halte ich bis zu einem gewissen Grade für möglich. Beide Gewebe erfüllen denselben Zweck. Die Sehnenverankerung bei den Selachiern ist in vielen Fällen rein mechanisch zu erklären und zu verstehen. Dies Moment läßt sich am leichtesten auf den Knochen übertragen. Bei Ganoiden habe ich Untersuchungen in dieser Richtung auch bereits angestellt, jedoch sind meine Ergebnisse noch in keiner Weise spruchreif, als daß ich sie hier miterwähnen möchte.

Zum Schluß sei es mir gestattet, Herrn Professor v. Eggeling für seine Anregungen und das Interesse wie die Unterstützungen, die er meiner Arbeit zuteil werden ließ, auch an dieser Stelle meinen besten Dank auszusprechen.

Literaturübersicht.

Benninghoff, A., Form und Bau der Gelenkknorpel in ihren Beziehungen zur Funktion. Mitt. 1. Z. Anat. Entw.-Gesch. Bd. 75. Mitt. 2. Z. Zellf. mikr. Anat. Bd. 2.

Benninghoff, A., Der funktionelle Bau des Hyalinknorpels. Erg. Anat. Bd. 26.

Braus, Anatomie des Menschen Bd. 1, 1929.

Dawson, A. B., und Spark, Ch., The fibrous transformation and architecture of the costal cartilage of the albino rat. Amer. J. Anat. Bd. 42.

Eggeling, H. v., Der Aufbau der Skelettteile in den freien Gliedmaßen der Wirbeltiere. Untersuchungen an urodelen Amphibien. Jena 1911.

Froböse, H., Der Aufbau der Skeletteile in den freien Gliedmaßen der anuren Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. 58.

Hansen, F., Untersuchungen über die Gruppe der Bindegewebssubstanzen. I. Der Hyalinknorpel. Anat. Hefte Bd. 27.

König, F., Mikroskopische Untersuchungen am Knorpelgewebe mit ultraviolettem Licht. Verh. phys. med. Ges. Würzburg Bd. 49.

Korff, v., Über die Histogenese und Struktur der Knorpelgrundsubstanz. Arch. mikr. Anat. Bd. 84.

Kyrle, Entstehung und Bildung der Hartsubstanz bei Fischen. Z. mikr. anat. Forsch. Bd. 9.

Lageusse, E., La première ébauche des fibrilles conjunctives provient-elle du chondriome? Arch. d'anat. mikr. Bd. 22.

Lageusse, E., L'histogenèse des fibrilles de la cornée dans ses rapports avec la chondriome. Ibid.

Lubosch, Bau und Entstehung der Wirbeltiergelenke. Jena 1910.

Lubosch, Anpassungserscheinungen am Selachierknorpel. Anat. Anz. Bd. 35.

Lubosch, Das perennierende Kalkskelett der Wirbeltiere und der fibrilläre Bau der knorpeligen Skeletteile. Z. mikr. anat. Forsch. Bd. 11.

Mollier, Trajectorielle Struktur im Knorpel. Sitz.-Ber. Ges. Morph. u. Anthr. 1911.

Petresen, Histologie und mikroskopische Anatomie. München 1924.

Petresen, Die Organe des Skelettsystems. Handbuch der mikr. Anat. d. Menschen 1930.

Richter, Über den feineren Bau der Sternalrippen bei Säugetieren. Morph. Jahrb. Bd. 52.

Roth, Verkalkungen des Selachierknorpels. Morph. Jahrb. 1911.

Romeis, Über die Architektur des Knorpels vor der Osteogenese und in der Zeit derselben. Arch. Entw.-mech. d. Organism. Bd. 31.

Ruppricht, Über Fibrillen und Hyalinsubstanz des Hyalinknorpels. Arch. mikr. Anat. Bd. 75.

Schaffer, Über den feineren Bau des Knorpelgewebes. Z. wiss. Zool. Bd. 105.

Schaffer, Die Stützgewebe. Handbuch der mikr. Anat. d. Menschen 1930.

Testut, Traité d'anatomie humaine. Paris 1921.

Weidenreich, Über die Beziehungen zwischen Muskelapparat und Knochen und der Charakter des Knochengewebes. Verh. Anat. Ges. Bd. 31.

Weidenreich, Über den Begriff Knochen und die Beziehungen des Knochengewebes zu Bindegewebe und Knorpel. Verh. Anat. Ges. Bd. 32.

Weidenreich, Knochenstudien. Z. Anat. Entw.-Gesch. Bd. 69 u. 72.

Weidenreich, Das Knochengewebe. Handbuch der mikr. Anat. des Menschen. 1930.

Außerdem verweise ich auf die Literaturangabe in den hier zitierten Arbeiten, vor allem auf das Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen von v. Möllendorf, II. Gewebe. Berlin, Julius Springer 1930.

Lebenslauf.

Ich, Martin Julius Schubert, preußischer Staatsangehöriger, bin geboren am 25. Oktober 1902 zu Thorn (Westpr.) als Sohn des Fabrikdirektors Julius Schubert und seiner Ehefrau Martha, geb. Heller. Ich besuchte das Gymnasium meiner Heimatstadt, wo ich zu Johanni 1921 die Reifeprüfung bestand. Nachdem ich durch die Abtretung Thorns an Polen polnischer Staatsangehöriger geworden war, optierte ich im August 1921 für Deutschland und wanderte nach Schlesien aus. Im Wintersemester 1921 begann ich mein medizinisches Studium in Breslau, wo ich im März 1927 das ärztliche Staatsexamen bestand. Andere Universitäten besuchte ich nicht. Das praktische Jahr verbrachte ich an der Anatomie, der medizinischen Poliklinik und der chirurgischen Station des St. Anna-Krankenhauses in Breslau. Nach erhaltener Approbation war ich an der chirurgischen Station des St. Anna-Krankenhauses als Assistent tätig und bin jetzt seit dem 1. Juli 1930 an der Chirurgischen Universitätsklinik Breslau.